

SUR LES TYPES OBDIPLOSTÉMONE ET DIPLOSTÉMONE DIRECT, OU DE L'EXISTENCE ET DES CARACTÈRES DE DEUX TYPES SYMÉTRIQUES DISTINCTS CHEZ LES FLEURS DIPLOSTÉMONES, par M. AD. CHATIN.

I. — La plupart des plantes dicotylédones diplostémones, offrent, comme on l'a généralement remarqué, la structure suivante : un verticille calicinal; un verticille corollin; un androcée à deux verticilles d'étamines, dont l'un, plus extérieur, ordinairement plus court et plus tard mûr, est placé devant les pétales et quelquefois porté sur leur base (Caryophyllées, etc.), tandis que l'autre, plus interne, est situé devant les sépales; un gynécée qui, lorsqu'il est formé d'un verticille unique et complet, a ses *carpelles oppositipétales*. Ajoutons à tout cela un verticille de glandes dont les éléments sont placés à la base extérieure des étamines oppositisépales, et nous aurons indiqué un type fréquent avec lequel s'accorde la loi formulée par De Candolle sur l'opposition des carpelles aux pétales et, dans une certaine mesure, la théorie, dont il sera question ci-après, d'Auguste de Saint-Hilaire sur la structure de la fleur.

J'avais autrefois, dans des recherches restées pour la plupart inédites, désigné le type floral qui précède (et que nous trouvons chez les Géraniacées, les Oxalacées, les Caryophyllées, les Rutacées, etc.), sous le nom de *type triplostémone*, ce qui supposait que le verticille de glandes oppositisépales représentait un verticille (le plus extérieur) de l'androcée avorté; mais considérant : 1° que je n'ai jamais observé dans la fleur les glandes changées en étamines; 2° que l'organogénie n'indique pas que les glandes dont la naissance est *tardive* comme celle des parties vraiment accessoires des fleurs constituent un troisième verticille de l'androcée; 3° que l'anatomie montre que ces mêmes glandes ne seraient qu'une dépendance des étamines oppositisépales, dépendance qui, au lieu de se présenter toujours sous l'apparence de glandes, peut revêtir la forme de filaments ou même d'appendices pétaloïdes (Zygophyllées, etc.), je propose aujourd'hui de le distinguer par le nom de *type obdiplostémone*, ce qui revient à dire : type diplostémone *renversé* ou type diplostémone à développement *centrifuge* (1), appellation qui exprime simplement le fait de l'existence de deux verticilles de l'androcée et l'ordre de leur développement, sans rien préjuger sur la constitution théorique de la fleur.

II. — Chez quelques ordres naturels de dicotylédones (Limnanthacées, Coriariacées), et chez la plupart des monocotylédones (Liliacées, Colchicacées, Juncées, Palmiers, Amaryllidées, etc.), le type floral est le suivant : un verticille calicinal, un verticille corollin, deux verticilles d'étamines,

(1) Les plantes polystémones pourraient aussi être partagées en obpolystémones et en polystémones proprement dites.

dont l'*extérieur oppositépale*, et enfin, un verticille de carpelles superposé aux sépales et aux étamines extérieures. On peut désigner ce type, dans lequel les deux verticilles d'étamines suivent normalement la loi d'alternance, et naissent le plus souvent dans l'ordre centripète (chez les dicotylédones surtout), sans qu'on ait à supposer l'avortement d'aucun verticille entre les enveloppes florales et le gynécée, sous le nom de *type diplostémone direct*, ou simplement de *type diplostémone*. Ce second type, qui échappe à la loi de De Candolle sur l'opposition des carpelles aux pétales (1), n'est pas moins inconciliable avec les idées théoriques d'Auguste de Saint-Hilaire.

Sans doute, la symétrie de la fleur des monocotylédones est depuis longtemps en elle-même connue; sans doute aussi la position respective des verticilles floraux a été bien indiquée dans les *Limnanthées* et le *Coriaria* par R. Brown, Lindley, Ad. de Jussieu, etc., mais la structure de ces plantes n'avait pas frappé les botanistes comme opposition à la structure habituelle des dicotylédones, tant il est vrai que : « Il y a peu d'exemples, dans l'histoire des sciences, qu'un objet ait été envisagé sous tous ses rapports, et apprécié à sa juste valeur dès le moment où il a commencé de fixer l'attention. » (Corréa de Serra, *Ann. du Muséum*, XVIII. — Moquin-Tandon, épigraphe de l'*Essai sur les dédoublements ou Multiplications*, 1826).

III. — M. Dunal a développé avec succès (*Considérations sur la nature et les rapports de quelques-uns des organes de la fleur*) cette thèse : « On trouve toutes les formes intermédiaires entre l'étamine la plus complète et les corps glanduleux; on voit ces organes occuper tour à tour la même position; les pétales, les androphores, les sépales membraneux ou pétaloïdes, ne sont que des modifications d'un seul et même organe. » Mais c'est en vain que j'ai cherché dans les belles études de M. Dunal soit une preuve (par la transformation des glandes des Géraniacées, etc.) en faveur de l'existence réelle du type diplostémone que j'avais d'abord admis, au lieu du type obdiplostémone, soit le plus léger indice d'une comparaison entre ce dernier et le type diplostémone direct. On peut en dire autant des observations, d'ailleurs beaucoup plus physiologiques qu'organographiques, de Desvaux et de Soyer-Willemet (*Mémoire sur le Nectaire*, *Ann. de la Soc. Linn.*, V).

IV. — Auguste de Saint-Hilaire a émis, sur la structure des fleurs, et spécialement de l'androcée, deux opinions que je dois rappeler pour chercher ensuite la nature de leurs rapports avec les deux types obdiplostémone et diplostémone.

(1) L'opinion longtemps accréditée que, chez les monocotylédones, les deux enveloppes florales ne doivent pas être assimilées, même théoriquement, à celles des dicotylédones, a sans doute détourné de remarquer que, dans les premières, le verticille carpellaire est habituellement opposé au calice et non à la corolle.

a. Voici, pour Auguste de Saint-Hilaire, la construction d'une fleur normale, de dicotylédone par exemple :

Sépales 5.	—	—	—	—	—	
Pétales 5.	—	—	—	—	—	— alternes aux sépales.
Étamines 5.	—	—	—	—	—	opposées aux sépales.
1 ^{er} disque, 5 parties.	—	—	—	—	—	opposées aux pétales.
2 ^e disque, 5 parties.	—	—	—	—	—	opposées aux sépales.
Carpelles 5.	—	—	—	—	—	opposés aux pétales.

Si nous rapprochons cette construction du type obdiplostémone (Oxalacées, etc.), nous voyons que le verticille de l'androcée correspondrait aux glandes oppositisépales, qui, jamais et à aucune époque de leur évolution, ne se montrent comme vraies étamines, tandis que les deux verticilles staminaux existant réellement, proviendraient de la transformation des deux disques. C'est-à-dire que l'androcée théorique ne se montrerait jamais, et que l'androcée effectif n'existerait qu'en vertu d'une dégénérescence des disques : double hypothèse que les raisonnements les plus savants ne sauraient faire admettre même pour le type obdiplostémone. Je ne parle pas du type diplostémone direct, que ses carpelles oppositisépales mettent en dehors de tout rapport avec un type qui a pour base l'opposition du gynécée à la corolle.

b. La deuxième hypothèse d'Auguste de Saint-Hilaire, liée d'ailleurs à la construction précitée, consiste à regarder les étamines oppositipétales comme une dépendance ou dédoublement des pétales ; alors l'androcée théoriquement normal est représenté dans nos obdiplostémones (Oxalacées, Rutacées, etc.), par le seul verticille interne des étamines, et les deux disques, qui manquent d'ailleurs, sont sans objet. Je n'opposerai cette hypothèse à la précédente que pour montrer combien, en conduisant à sacrifier les disques, elle lui est peu favorable ; et encore la réfutation de la première hypothèse d'Auguste de Saint-Hilaire par la seconde paraîtra-t-elle superflue aux botanistes qui auront admis la remarque que cette première hypothèse ne peut surtout plus subsister en face du type diplostémone direct (1).

Mais l'hypothèse du dédoublement des pétales est-elle elle-même fondée ? Quelles sont ses preuves ? Nous allons avoir celles-ci et pouvoir discuter celle-là par quelques citations empruntées à M. Auguste de Saint-Hilaire lui-même, citations que nous abrègerons en rendant fidèlement la pensée de l'auteur :

« Dans une foule de Géraniacées et de Caryophyllées, cinq étamines,

(1) Je n'ai point ici à considérer dans son ensemble le dédoublement des pétales, objet de recherches importantes de la part de MM. Dunal et Moquin-Tandon, et qui est évident dans la formation de la couronne des *Lychnis*, *Silene*, etc.

opposées aux pétales, en sont de simples dédoublements ; » ces étamines par dédoublement se distinguent des étamines réellement symétriques (ou normales), parce qu'elles sont plus petites, souvent réduites à un seul filet (*Erodium*), ou à une dent (*Linum*).... Il est bien clair que les étamines qui résultent du dédoublement de la corolle sont opposées aux pétales, et doivent être *sur un plan un peu moins avancé* que celles qui forment le verticille rigoureusement staminal.... Chez les Caryophyllées et le *Pelletiera*, les étamines dédoublées des pétales, se soudent avec eux... Dans les Primulacées, les étamines avortent, et un dédoublement des pétales produit les étamines oppositipétales...

« Si c'est par multiplication et non par dédoublement que les étamines forment deux verticilles, alors les étamines opposées aux pétales sont les plus voisines des carpelles (*Bocagea*)... Il n'existe pas de verticille multiple d'étamines, quand tous les autres verticilles sont simples, cas dans lequel l'augmentation résulte d'un dédoublement... » (Auguste de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale*, Chap. *Symétrie*).

L'hypothèse du dédoublement des pétales pour former le verticille staminal externe des Caryophyllées, etc., adoptée par M. Ad. de Jussieu et par la plupart des botanistes, repose, en résumé, sur ces deux points : 1° situation extérieure des étamines oppositipétales, par rapport aux étamines oppositisépales ; 2° soudure assez fréquente de ces étamines aux pétales dont elles dériveraient. A quoi il faut ajouter l'opposition des carpelles aux pétales, et par suite, le rétablissement de la loi d'alternance par la simple abstraction du verticille staminal étranger, dans l'hypothèse, au type théorique de la fleur.

Mais si l'on pèse, sans idées préconçues, les objections suivantes, on reconnaîtra que c'est à tort que le verticille staminal oppositipétale est regardé comme produit par le dédoublement des pétales eux-mêmes :

1° La position extérieure des étamines oppositipétales des Géraniacées, Linées, etc., par rapport aux étamines oppositisépales est, comme le démontrent les observations organogéniques, une conséquence habituelle de l'évolution de l'androcée, lequel procède du centre à la circonférence en commençant par les étamines oppositisépales (M. Payer, *Traité d'organogénie comparée* : Géraniacées, etc., et nous-même : *Recherche des rapports ou lois entre l'ordre de naissance, etc., des étamines*).

2° Beaucoup de Renonculacées, de Caryophyllées, etc., offrent, les unes vers la base de l'onglet, les autres entre l'onglet et le limbe, de vrais dédoublements, mais ces derniers ne produisent pas d'étamines.

3° Si l'adhérence est une preuve de dédoublement, pourquoi l'observe-t-on dans les corolliflores à étamines alternes aux pétales (Convolvulacées, Solanacées, etc.)?

4° Un grand nombre de monocotylédones (de Liliacées surtout), ont leurs

deux verticilles staminaux portés sur les deux verticilles du périanthe, auxquels ils sont opposés chacun à chacun. Si l'opposition et l'adhérence des étamines aux parties des enveloppes florales suffisent pour affirmer la formation des premières par dédoublement des secondes, la conclusion (qu'assurément personne n'admettra) serait que l'androcée existant chez ces plantes, est étranger à leur type normal.

5° Toutes les recherches organogéniques de M. Payer et les miennes établissent que les étamines oppositipétales des Géraniacées, Oxalacées, Rutacées, etc., ont une origine aussi distincte ou individuelle que les étamines oppositisépales, qu'elles sont absolument indépendantes des pétales; naissent loin de ceux-ci, et n'adhèrent à eux, comme les étamines alternisépales des corolliflores, que consécutivement à leur naissance.

6° J'ai vu chez le *Cucubalus baccifer* les pétales suivre dans leur naissance les étamines qui leur sont opposées, et non les précéder.

7° Dans quelques Caryophyllées, et surtout dans une Géraniacée, le *Rhynchotheca*, les deux verticilles des étamines existent, mais la corolle manque! Or, quels botanistes voudront admettre sérieusement que les pétales, qui n'existent pas, engendrent le verticille staminal alternisépale?

8° Comment enfin admettre que la situation des étamines devant les pétales soit la preuve qu'elles sont un dédoublement de ceux-ci, quand on sait que chez les Tiliacées, Malvacées, etc., les phalanges d'étamines superposées aux pétales commencent par se montrer loin de ceux-ci pour s'en rapprocher seulement plus tard par le fait de leur évolution centrifuge; quand on considère surtout que chez plusieurs Hypéricinées, etc., il n'y a, au lieu de cinq groupes d'étamines, que trois groupes formant un verticille indépendant par sa symétrie de celui des pétales?

Ainsi, l'hypothèse du dédoublement des pétales n'est pas fondée, et l'on ne saurait y recourir pour expliquer le type obdiplostémone; mais combien n'est-elle pas plus insuffisante encore quand on la rapproche du type diplostémone direct. Ici, en effet, elle ne peut même arriver à être discutée, arrêtée tout d'abord comme elle l'est par ces deux faits :

La position du verticille oppositipétale, qui exclut toute idée de dédoublement, ce verticille étant plus intérieur que le verticille oppositisépale, et Auguste de Saint-Hilaire ayant dit lui-même et fort judicieusement à son point de vue : « Il est bien clair que les étamines qui résultent du dédoublement staminal de la corolle doivent être sur un plan un peu moins avancé que celles qui forment le verticille rigoureusement staminal. »

Les carpelles sont opposés aux sépales, ce qui est inconciliable avec tout type floral dans lequel l'androcée ne serait représenté que par un verticille.

V. — En se reportant aux caractères des deux types diplostémones que nous avons cru nécessaire de distinguer, on trouve qu'au point de vue de la loi d'alternance, le type obdiplostémone pourrait être, d'une façon géné-

rale, désigné sous le nom de *type imparistémone*, tandis que le type diplostémone pourrait être dit *paristémone*. Dans le premier, où pourraient entrer des androcées à 1, à 3, à 5 verticilles, il existe évidemment un *hiatus* quant à ce qui concerne les Géraniacées et autres plantes analogues, à deux verticilles staminaux, qui devraient, en raison de la situation des carpelles, avoir trois verticilles d'étamines ; mais si j'ai abandonné l'épithète triplostémone, qui rappelait le verticille manquant, mais avait le tort d'aller au delà des faits observés, il est plus nécessaire encore de se refuser à admettre que ces plantes n'ont qu'un verticille normal auquel s'ajouterait un verticille par dédoublement des pétales. Quant au type diplostémone direct, il est complet, et satisfait pleinement à la loi d'alternance. Pour le premier, l'hypothèse du dédoublement a du moins le mérite (le seul d'ailleurs) de rapprocher le type existant du type idéal ; l'extension de cette hypothèse au second type aurait au contraire pour résultat de faire abandonner une structure parfaitement régulière pour se jeter dans les anomalies.

VI. — On est tout d'abord frappé par ce double fait, savoir d'une part, que le type diplostémone direct est assez peu répandu parmi les dicotylédones pour ne pas y avoir été remarqué dans sa signification morphologique et ne jamais avoir été compris dans les diverses théories faites sur la structure de la fleur, et d'autre part, qu'il est au contraire général chez les monocotylédones, où il n'avait pas cependant semblé davantage devoir être opposé au type le plus commun des dicotylédones.

Mais le type diplostémone direct est-il en réalité aussi rare chez les dicotylédones qu'il paraît l'être, quand on se reporte au peu d'observations que possède actuellement la science ? Je vais essayer de montrer que non, en me guidant, dans mes recherches, par les divers caractères du type qui sont, on se le rappelle, les suivants :

Verticille le plus extérieur des étamines placé devant les sépales, verticille le plus intérieur situé devant les pétales ;

Apparition ou naissance des deux verticilles de l'androcée, ayant lieu ordinairement de la circonférence au centre (les verticilles se montrent au contraire dans l'ordre centrifuge pour le type obdiplostémone) ;

Opposition des carpelles aux sépales.

De ces trois caractères, deux, l'ordre de position des verticilles de l'androcée, tant comparés entre eux que rapportés aux enveloppes florales, et l'opposition des carpelles aux sépales, sont absolument fixes, tandis que le troisième, savoir l'ordre de naissance des étamines, pourra offrir quelques variations ou même être interverti, ainsi que M. Payer l'a observé chez les Commélynées. On comprend d'ailleurs qu'il suffira de l'un des deux caractères absolus pour permettre de reconnaître le type diplostémone direct avec une suffisante certitude. Cherchons donc.

Les observations de M. Schleiden (*Nova acta Academiae Cæsareæ*, XIX),

celles de M. Payer (*Traité d'Organogénie comparée*) et les miennes (*Recherches sur les rapports ou lois entre l'ordre de naissance des étamines...*) établissent que, chez les Papilionacées et les Cassiées, les verticilles se développent dans l'ordre centripète, et se placent aussi, comme chez les Limnanthées et les Coriariacées, le plus extérieur devant les sépales, le plus intérieur devant les pétales (1). Le verticille des carpelles, ordinairement réduit à un seul élément, ne peut évidemment pas nous guider ici, mais nous avons le caractère absolu fourni par la position des étamines entre elles et par rapport aux enveloppes florales, plus le caractère de seconde importance tiré de l'ordre de naissance des deux verticilles staminaux, et c'est assez pour que, sans la moindre hésitation, nous rangions les deux grands ordres des Papilionacées et des Cassiées dans le même type symétrique que les Coriariées et les Limnanthées. Ceci nous permet de prévoir que, si jamais on trouve un jour une Légumineuse diplostémone, ayant, comme la Mimosée observée par A. de Saint-Hilaire, cinq carpelles, ceux-ci seront placés devant les sépales.

Les *Campanula* ont, avec une symétrie quinaire générale, un ovaire ordinairement à trois loges; mais le *Campanula Medium* et un petit nombre d'autres espèces ont l'ovaire à cinq loges, et alors celles-ci sont opposées aux sépales. Le *Wahlenbergia* a tous ses verticilles de trois à cinq parties, et toujours les loges de l'ovaire sont devant les sépales. Les *Musschia* et le *Platycodon* offrent avec cinq étamines, cinq carpelles répondant aux sépales; de même le *Canarina* a six sépales, six pétales, six étamines et autant de carpelles oppositisépales; le *Michauxia*, des fleurs octandres et à huit carpelles encore opposés aux lobes du calice; enfin le *Lightfootia* présente, comme le *Campanula*, avec des verticilles toujours quinaires pour les enveloppes de la fleur et l'androcée, tantôt trois, tantôt cinq carpelles, et ces derniers sont toujours superposés aux divisions calicinales. N'est-ce pas assez de l'opposition des carpelles aux sépales dans tant de genres des Campanulacées pour montrer que cette importante famille aussi doit être comprise dans le type diplostémone direct? Un verticille manque à l'androcée, ainsi que suffirait à le prouver la place, en opposition à la loi d'alternance, des carpelles devant le verticille staminal existant, et l'on peut inférer de la situation de ce dernier devant les sépales que, si un jour on trouve une Campanulacée effectivement diplostémone, le verticille ajouté, ou plutôt restitué à l'androcée, sera intérieur par rapport à l'autre et oppositipétale; j'ajouterai même, en me reportant aux lois qui rattachent le développement des étamines à leur naissance et à leurs avortements, que ce verticille restitué naîtra le dernier, sera le plus court et le dernier mûr.

Les Primulacées n'ont que cinq étamines oppositipétales et un ovaire

(1) Dans le bouton un peu gros, cet ordre semble interverti, par suite de la position oblique de dedans en dehors prise par les étamines oppositipétales.

formé d'un nombre de carpelles indéterminé, et j'ajoute, indéterminable même par l'organogénie (1). Les deux caractères essentiels, savoir les rapports des deux verticilles staminaux et ceux des carpelles manquant à la fois, il semble qu'on ne puisse savoir si ces plantes dérivent du type obdiplostémone ou du type diplostémone direct, et cependant, quand je considère que l'organogénie indique dans le *Samolus* deux verticilles d'étamines, dont le plus extérieur et dernier né, qui avorte ou se réduit à de petites languettes sur la gorge de la corolle, est oppositisépale comme dans le *Coriaria* et les Papilionacées, je ne peux m'empêcher de penser que les Primulacées encore se rattachent au type diplostémone proprement dit. L'évolution de l'androcée est bien, je l'avoue, centrifuge comme c'est de règle dans le type obdiplostémone, mais la position des parties de l'androcée par rapport aux enveloppes florales, l'emporte en valeur sur le mode d'évolution, et d'ailleurs les *Tradescantia* et quelques autres monocotylédones, qui appartiennent incontestablement au type diplostémone direct, n'ont-ils pas à leur tour, par une exception parallèle, un androcée dont les verticilles se développent dans l'ordre centrifuge. Les *Loasa*, que leurs étamines extérieures et leurs carpelles oppositipétales classent incontestablement dans le type obdiplostémone, font d'ailleurs, au milieu de celui-ci, par le développement centripète de l'androcée, et l'avortement plus ou moins complet du verticille staminal dernier né, une exception correspondante à celle que les Commélynées et que surtout les Primulacées font dans le type diplostémone direct.

On voit qu'en somme ce dernier type staminal, qui ne commence que d'aujourd'hui à fixer l'attention, n'est pas sans avoir un grand domaine, puisque à lui se rattachent déjà la grande généralité des monocotylédones, et parmi les dicotylédones, les Coriariées, les Limnanthées, les Papilionacées, les Cassiées, les Campanulacées et les Primulacées. Et si l'on considère que les Campanulacées, que nous n'aurions pu y rattacher sans leurs espèces isocarpées, tiennent de près aux Synanthérées, etc.; on voit que si nous ne pouvons établir, faute de moyens d'investigation (l'existence et les rapports de deux verticilles d'étamines ou du moins la présence d'un verticille complet de carpelles) que ces plantes appartiennent au même type que celles-ci, ce n'est pas à dire que l'hypothèse qu'on pourrait former à cet égard ne soit pas fondée. Mais je m'arrête, car je ne veux avancer que sur des faits, et ceux-ci sont, pour aujourd'hui, épuisés.

M. Ed. Bureau présente à la Société des échantillons vivants de l'*Utricularia neglecta*, Lehm., espèce qu'il vient de découvrir à Bel-

(1) Il y aura à voir si l'anatomie ne conduirait pas à fixer le nombre et la situation des carpelles.